Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt

der hohen naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät
der Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg im Breisgau

von

Felix Rawitscher
aus Frankfurt a. M.

Mit 1 Tafel und 20 Textfiguren

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1912

Dekan:
Geh. Hofrat Prof. Dr. Stickelberger

Referent:
Professor Dr. Oltmanns

(Abdruck aus der Zeitschrift für Botanik, 4. Jahrgang, Heft 10)

Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt

der hohen naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät
der Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg im Breisgau

von

Felix Rawitscher
aus Frankfurt a. M.

Mit 1 Tafel und 20 Textfiguren

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1912

Meinen Eltern

gewidmet

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545322_0071

Beiträge zur Kenntnis der Ustilagineen.

Von

Felix Rawitscher.

Mit Tafel 8 und 20 Textfiguren.

Einführung.

Es ist nicht leicht, eine Pflanzengruppe anzugeben, über die in der Literatur soviel verschiedene Auffassungen, so zahlreiche, einander widersprechende Angaben existieren, wie über die Ustilagineen. Waren die Brandpilze doch noch vor wenig Jahrzehnten Gegenstand einer lebhaft, ja erbittert geführten Diskussion zwischen Brefeld und de Bary, von denen der eine in der nach der Sporenkeimung erfolgenden paarweisen Kopulation der Sporidien einen sexuellen Vorgang sah, während der andere, Brefeld, ebendemselben Vorgang jede sexuelle Bedeutung absprach. Da man in den achtziger Jahren des verflossenen Jahrhunderts den Befruchtungsakt noch nicht mit derselben Schärfe wie heute als einen Kernverschmelzungsprozeß formulierte, zudem in diesen Zeiten auch die heutigen Färbemethoden erst anfingen, größere Bedeutung zu erlangen, so blieb damals die Beantwortung der Frage, ob die Verschmelzung der Sporidien der Brandpilze ein sexueller oder vegetativer Vorgang sei, mehr oder weniger Auffassungssache.

Man sollte erwarten, daß die letzten Jahrzehnte, die mit ihren verfeinerten Untersuchungsmethoden uns in der Kenntnis der höheren Pilze so sehr gefördert haben, auch über die Ustilagineen Licht gebracht hätten; das ist jedoch nicht der Fall. Die großen Schwierigkeiten der Beobachtung, die diese kleinen Lebewesen dem Forscher darbieten, die Verschiedenheiten ihrer Reaktionsweise, die oft infolge kleiner Änderungen der Außenbedingungen, oft ohne ersichtlichen Grund auftreten, (Federley) (12), lassen es verständlich erscheinen, daß nur

wenig zytologische Arbeiten über die Brandpilze existieren, deren Angaben zum Teil einander widersprechen, von denen keine im Zusammenhang die Entwicklungsgeschichte auch nur einer Brandpilzform verfolgt.

Über den äußeren Entwicklungsgang der Brandpilze wissen wir hingegen seit langem infolge zahlreicher älterer Untersuchungen ausführlich Bescheid. Prévost, 1807 (30) war der erste, der Brandsporen keimen ließ und so die parasitäre Natur der Brandkrankheiten feststellte. Ihm folgte Tulasne, 1847, 1854 (37, 38) mit ausführlicheren Untersuchungen, in denen er zeigte, daß die keimenden Sporen ein Promycel bilden, dessen Zellen Sporidien abschnüren, die miteinander paarweise kopulieren. Die folgenden Jahre brachten die Bestätigung dieser Beobachtungen für Vertreter der Gattungen: Ustilago, Doassansia, Tilletia, Tuburcinia u. a. m., durch Forscher wie de Bary (1), Fischer von Waldheim (15), Wolff (41), Fisch (14), Cornu (9), Woronin (42) und andere. Ein wesentlicher Schritt vorwärts geschah durch die ausgezeichneten Untersuchungen Brefelds (5), dem es gelang, alle wichtigeren Vertreter der Ustilagineen und Tilletiinen auf Nährlösungen zu kultivieren und der sogar einige Formen der Tilletiengruppe auf Nährlösungen bis zur Sporenbildung bringen konnte. Weitaus die meisten Arten hingegen zeigten in Nährlösung nur vegetative Vermehrung. Zugleich wurde beobachtet, daß in günstigen Kulturbedingungen die Fusionierung der Sporidien ausblieb, diese vielmehr wie Hefen sich durch Sprossung unendlich vermehrten. (Daher der Name Hefekonidien.) Die sonach festgestellte Möglichkeit, das Kopulieren der Sporidien zu verhindern, brachte Brefeld zu seiner schon oben erwähnten Überzeugung, daß es sich hier nicht um sexuelle Vorgänge handle und der hierüber entbrennende Streit mit de Bary und dessen Anhängern führte zu vielfachen theoretischen Auseinandersetzungen, ohne jedoch neues Material zur Beantwortung der Frage herbeizuschaffen.

Hierzu war es vor allem notwendig, das Verhalten der Kerne in den Brandpilzzellen zu untersuchen und die erste Arbeit, die hierüber Klarheit zu schaffen versuchte, war eine Arbeit Dangeards, 1892 (10), die zeigte, daß die Bildung der Sporen in von Brand befallenen Pflanzen mit einer Kernverschmelzung

Hand in Hand geht. Es erwiesen sich nämlich die jungen, noch unreifen Sporen als zweikernig bei allen untersuchten Formen, die teils den Tilletiinen (Doassansia, Entyloma, Tilletia, Urocystis), teils den Ustilagineen (Ust. tragop., Ust. violacea, Ust. carbo) angehören. Die reifen Sporen hingegen waren stets einkernig und die Verschmelzung der beiden Kerne selbst wurde in den meisten Fällen gesehen und abgebildet. Nur bei Ust. carbo und Ust. violacea, die sehr kleine Sporen besitzen, entzog sie sich der direkten Beobachtung, doch ist man wohl berechtigt, die bei Ust. tragop. gesicherten Ergebnisse auch auf diese Formen zu übertragen.

Die reifen, stets einkernigen Sporen ließ Dangeard in Nährlösung keimen und erhielt so bei Ust. tragop. Promycelien mit drei bis vier Zellen, die an ihren Enden ein bis mehrere Sporidien abschnürten. Die Promycelzellen, ebenso wie die Sporidien, erwiesen sich stets als einkernig; bei Sporidienfusionen wurden keinerlei Kernwanderungen oder gar Verschmelzungen beobachtet. Fusionen zwischen zwei benachbarten Promycelzellen werden nicht erwähnt. Dangeard erblickt einen sexuellen Vorgang in der Kernverschmelzung, die bei der Sporenbildung eintritt; deshalb ist er von vornherein überzeugt, daß der Kopulation der Sporidien nur ein vegetativer Charakter zukommt. Er glaubt also, die Frage im Brefeldschen Sinne erledigt zu haben.

Eine zweite Untersuchung über dasselbe Thema liefert einige Jahre später Harper, 1899 (19). Er kommt an Ust. carbo, maydis, antherarum und scabiosae zu denselben Resultaten. Ohne Abbildungen davon zu geben, bestätigt er die von Dangeard mitgeteilten Beobachtungen über die Bildung der Sporen. Die Sporenkeimungen geben dieselben Bilder wie die Dangeards, nur ist die Technik eine erheblich bessere. Auch hier werden Sporidienkopulationen beobachtet, ohne daß Kernwanderungen oder -verschmelzungen gesehen worden wären. Dementsprechend kommt auch Harper zu dem mit Brefelds Meinung übereinstimmenden Ergebnis, daß es sich bei den Kopulationen um rein vegetative Vorgänge handelt, die es den fusionierenden Sporidien ermöglichen sollen, Hungerperioden leichter zu überstehen. (?)

Eine sich eigens mit den Sporidienkopulationen bei Ust. Trag. beschäftigende Arbeit von Federley (12) kommt jedoch zu dem gegenteiligen Resultat. Federley sah in kopulierenden Sporidien den Kern aus der einen Zelle durch den gebildeten Kanal in die andere Sporidie eintreten und beobachtete hier eine Verschmelzung beider Kerne, die er als sexuell anspricht. Seine Beobachtungen sind nur mit Vorsicht zu verwerten, da er seine Methode, zu fixieren, selbst nicht als fehlerfrei bezeichnet und die Färbungen Einwände zulassen; zum mindesten ist nach seinen Abbildungen die angegebene Verschmelzung der Kerne zweifelhaft, und es wäre gut denkbar, daß die beiden Kerne getrennt bleiben. Das auf die Kopulation folgende Stadium ist wegen Verunreinigung der Kulturen leider nicht mehr von Federley beobachtet worden. Hervorgehoben zu werden verdient noch, daß Federley nicht in allen untersuchten Kulturen die Sporidien kopulieren sah; vielmehr stammte das Kopulationen gebende Material ausschließlich von Sporen, die im Herbst zur Reife gebracht waren — hier blieben die Kopulationen nie aus —, während im Sommer vorher gesammeltes Material Sporidien lieferte, die nie kopulierten. Ob es sich hier um verschiedene Rassen handelt, wie Federley will, oder ob diese Verschiedenheit des Verhaltens von der Zeitdauer abhängt, die zwischen der Reife der Sporen und der Aussaat verstrichen war, ist nicht festgestellt worden.

Kernübertritte im Gefolge von Sporidienkopulationen gibt ferner eine ganz neu erschienene Arbeit von Lutman, 1910 (24) an. Lutman untersuchte die Tilletiinen Urocystis, Doassansia und Entyloma, sowie die Ustilagineen, Ust. Zeae, den Maisbrand und Ust. levis, den Haferbrand. Seine Beobachtungen an den Tilletiinen brachten nichts wesentlich Neues zutage. Die Sporen dieser Formen entstehen als seitliche Auszweigungen an einem Mycel, dessen Zellen zweikernig sind. Die jungen Sporen werden selbst zweikernig angelegt; zur Zeit der Reife vereinigen sich die beiden Kerne, und die reife Spore ist einkernig, ganz wie dies auch von Dangeard angegeben wird. Offen gelassen wird die Frage nach der Entstehung der Zweikernigkeit der Mycelzellen.

Ein etwas anderes Verhalten zeigen nach Lutman die

eigentlichen Ustilagineen, von denen U. Zeae und U. levis zur Untersuchung kamen. Die keimenden Sporen von U. levis lieferten zunächst ein Promycel, dessen Zellen einkernig sind und einkernige Sporidien abschnüren. Diese Sporidien sah Lutman in stark verdünnter Nährlösung mit einander kopulieren, wobei der Kern der einen Sporidie in die andere einwanderte, gefolgt von dem Inhalt der nunmehr kernlosen Zelle. Ob eine wirkliche Fusion der beiden Kerne zustande kommt, wie Federley dies angibt, wagt der Autor nicht zu entscheiden: »The two nuclei may now lie side by side, closely pressed together or they may be at some distance apart. As to whether they actually fuse or not is rather difficult to decide but at any rate they become so closely pressed together that it is impossible to differentiate them as two in some cases«. (S. 1209.) Was nun aus den kopulierenden Zellen weiter wird, konnte wegen Verunreinigung der Kulturen mit Bakterien nicht mehr festgestellt werden.

Jedenfalls ist aber Lutman der Ansicht, daß die Kopulation der Sporidien nur in ungünstigen Lebensbedingungen erfolgt und daß ihr keine Bedeutung in der Lebensgeschichte der Brandpilze zukomme. Er faßt vielmehr die kopulierenden Sporidien als eine Art funktionslos gewordener Gameten auf: »In the smuts the morphological equivalents of the oogone and antherid are the fused conidial or promycelial cells. Functionally the fusion of the cells is no longer of much importance in the life cycle of the smut but they still represent the primitive gametes. In the Basidiomycetes cell fusion has disappeared entirely but in the smuts it is retained in rudimentary state and is only functional in a limited fashion under certain conditions«. (S. 1222.)

In nichtverdünnten Nährlösungen und auf festen Nährböden wurden Fusionen nicht beobachtet, trotzdem fand Lutman in den auftretenden Mycelien auf festen Nährböden zwei- oder mehrkernige Zellen; eine einzige Zelle, die einen sehr degenerierten Eindruck macht, ist mit drei Kernen abgebildet. Die Frage, wie die Zwei- resp. Mehrkernigkeit dieser Zellen zustande kommt, wird offen gelassen.

Ebensolches Zellmaterial nun entnahm Lutman den Kulturen und übertrug es auf Haferkeimlinge, die sich unter dem

Mikroskop bald als durch die eindringenden Pilzschläuche reichlich infiziert erwiesen. Lutmans Figuren (Abb. 6) zeigen eindringende Pilzzellen mit zwei Kernen, doch gibt er an, die infizierenden und die Wirtspflanze durchziehenden Hyphenzellen seien zwei- oder mehrkernig. Diese Hyphen schwellen an, verzweigen sich reichlich und zerfallen schließlich, kurz vor der Sporenbildung, in lauter kleine Teilstücke, die sich abrunden und zu Sporen auswachsen. Die kleinen Teilstücke enthielten bald einen, bald zwei Kerne. Ob die einkernigen Zellen aus den zweikernigen unter Verschmelzung der Paarkerne hervorgehen, ließ sich bei der Kleinheit der Objekte nicht mehr mit Sicherheit feststellen. Jedenfalls enthalten viele junge Sporen zwei Kerne, während die herangewachsenen reifen Sporen nur einen Kern zeigen. Dieselben Resultate wie für Ust. levis gibt Lutman auch für Ust. Zeae an. Sporidienkopulationen werden bei dieser Art nicht erwähnt und treten, wie ich schon hier vorausschicken will, auch beim Maisbrand nicht auf.

Sonach brächten die Brandsporen nach Lutman Mycelien hervor, deren Zellen und Sporidien zunächst einkernig, später zwei- und mehrkernig würden und die die Wirtspflanzen mit vielkernigen Hyphenzellen infizieren. Aus diesen vielkernigen Zellen gehen zur Zeit der Sporenbildung auf noch nicht geklärte Art und Weise zweikernige Stücke hervor, die aller Wahrscheinlichkeit nach unter Verschmelzung ihres Kernpaares zu den reifen einkernigen Sporen werden. Somit würden vor der Sporenbildung bei den Ustilagineen Paarkerne existieren wie bei den Ascomyceten und Basidiomyceten. Ihren Ursprung aber hat Lutman nicht beobachtet: »There seems to be no possibility that the binucleated condition in Ustilago is established by any thing in the nature of cell fusion or nuclear migration«. (S. 1120.)

Es ist also auch durch die Lutmansche Arbeit eine ganze Reihe von Fragen, das cytologische Verhalten der Brandpilze betreffend, nicht beantwortet worden, wenn auch in manchen Punkten die Dangeardschen Angaben bestätigt und ergänzt werden konnten.

So ist wohl als gesichert zu betrachten die Tatsache, daß die jungen Sporenzellen zweikernig sind, und bei der Reife durch Verschmelzung der in ihnen enthaltenen Paarkerne ein-

kernig werden. (Dangeard, festgestellt für Ustilago Tragopogonis.) — So ist ferner nicht zu bezweifeln, daß die reife einkernige Spore bei der Keimung ein Promycel mit einkernigen Zellen erzeugt, die durch Aussprossung ebenfalls einkernige Sporidien hervorbringen. (Harper, Dangeard, Lutman: festgestellt für Ust. Maydis, carbo, antherarum, Scabiosae, Tragopogonis u. a.) — Strittig dagegen ist die Frage, ob bei der häufig beobachteten Kopulation von Sporidien oder Promycelzellen (Schnallenbildung) eine Kernwanderung stattfindet oder nicht. Hier stehen die Beobachtungen Dangeards und Harpers, die nie Kernübertritte in kopulierenden Zellen von Ust. carbo, maydis, Tragopogonis, antherarum und Scabiosae gesehen haben, den Angaben von Lutman und Federley gegenüber. Diese Autoren sahen bei Ust. tragopog und Ust. levis[1] die Kerne aus der einen der kopulierenden Zellen in die andere übertreten. Ob die Kerne dann verschmelzen, ist eine andere Frage, die Federley bei Ust. tragop., wie Autor glaubt, auf Grund ungenügend gefärbter Präparate bejahen zu sollen meint, während Lutman eine Entscheidung für die von ihm untersuchte Form Ust. levis nicht zu geben wagt. Eine dritte Unklarheit liegt in der Entstehungsweise der jungen zweikernigen Sporenzellen. Hier liegt nur eine Angabe vor (Lutman), wonach die zweikernigen Zellen von Ust. zeae und Ust. levis aus vielkernigen durch deren Zerfall gebildet würden, wobei der Zerfall selbst nicht genau beobachtet wurde.

Eine sich mit der Zytologie der Brandpilze beschäftigende Studie sah sich vor folgende Aufgaben gestellt:

Zunächst waren jene Angaben Dangeards zu bestätigen, die die Kernverschmelzung in den heranreifenden Sporen von Ust. trag. schildern[2]. Ferner war zu entscheiden, welche Rolle

[1]) Lutman stellt in seiner Arbeit die Verhältnisse bei Ust. levis und Ust. Zeae als vollständig gleich dar und erwähnt nicht, ob er wirklich auch bei Ust. Zeae Kopulationen gefunden hat. Schon Brefeld hat sie bei dieser Form vergebens gesucht, und auch mir ist es, wie sich unten ergibt, unmöglich gewesen, hier bei der Keimung Kopulationen zu erhalten.

[2]) Diese werden nicht allgemein als richtig angenommen. Lotsy hält es z. B. in seiner bot. Stammesgesch. Bd. I (1907) für wahrscheinlicher, daß die Sporen ohne jede Kernverschmelzung gebildet werden, und ist geneigt, den Ustilagineen jede Sexualität abzusprechen.

die Kerne bei der Kopulation der Sporidien oder Promycelzellen spielen, d. h. ob der Kernübertritt wirklich erfolgt und von einer Kernverschmelzung begleitet ist. Drittens war des Genaueren zu untersuchen, wieviele Kerne die in den Wirtspflanzen schmarotzenden Hyphenzellen aufweisen, und auf welche Weise aus ihnen jene zweikernigen Zellen entstehen, aus denen schließlich die reifen Sporen hervorgehen.

Um zunächst in diesen wesentlichen Punkten Klarheit zu schaffen, wurden die Brandpilzformen Ust. trag., Ust. carbo und Ust. Maydis untersucht. Es wäre sicher von Vorteil gewesen, die Untersuchung auf eine größere Zahl von Arten und vor allem Formen mit größeren Zellen und Kernen auszudehnen, ebenso wie es wichtig gewesen wäre, zum Vergleiche auch die Tilletiinen heranzuziehen. Aber da das mir vorliegende Sporenmaterial nur schwer zum Keimen zu bringen war — eine Erscheinung, die bei den Ustilagineen nicht vereinzelt dasteht und schon von Tulasne, Brefeld und anderen Beobachtern angegeben wird —, mußte leider von der Untersuchung anderer Formen zunächst abgesehen werden. Auch die Sporen von Ustilago tragopogonis verloren sehr bald ihre Keimfähigkeit, so daß an dieser Form weder die Federleyschen Angaben über die Sporidienfusion nachgeprüft, noch mit ihr Infektionen ausgeführt werden konnten. Aber wenn auch von dieser Form ein lückenloses Bild nicht gewonnen werden konnte, so bot sie doch wenigstens zur Nachprüfung der Dangeardschen Ergebnisse über die Entstehungsweise und über die Keimung der Sporen ein günstiges Objekt dar. Vorteilhafter erwiesen sich Ust. carbo und Ust. maydis, deren Sporen lange Zeit nach der Ernte noch vorzüglich auskeimten.

Methodisches.

Da der Maisbrand und der Flugbrand von Gerste und Hafer auf unseren Feldern leider nicht selten vorkommt, und auch Ust. trag. relativ häufig ist, so bot die Beschaffung von Untersuchungsmaterial weiter keine Schwierigkeiten.

Will man Brandsporen zum Keimen bringen, so genügt es häufig, sie in Wasser auszusäen, beispielsweise auf Uhrgläsern, auf deren Oberfläche sie sich ausbreiten, um nach 12 Stunden bis 3 Tagen reichlich Keimschläuche zu entwickeln. Nicht in

allen Fällen ist jedoch Wasser das geeignete Mittel, um Sporen zur Keimung zu veranlassen. Wie schon Brefeld erkannte, ist beim Maisbrand vielmehr ein Zusatz von Nährlösung erforderlich, deren Qualität und Konzentration allerdings innerhalb weiter Grenzen schwanken darf (Brefeld (5)). So erwiesen sich verdünnte Dekoktlösungen von Pferdemist oder Pflaumen ebenso wie verdünnte Bierwürze oder ein Extrakt, der durch Kochen aus jungen Maisblättern gewonnen wurde, gleich vorteilhaft, um Maisbrandsporen zur Keimung zu bringen. Auch die Keimung der Sporen von Ust. carbo und Ust. trag. ist in solchen Nährlösungen schneller und reichlicher zu erreichen. Zur Untersuchung der keimenden Sporen sind verschiedene Methoden verwendbar.

Will man die zarten Gebilde nicht unter dem Deckglase färben, so ist es vorteilhaft, eine von Harper vorgeschlagene Methode anzuwenden. Harper ließ große Mengen von Brandsporen auf Uhrgläsern keimen, brachte mittels einer Pipette geringe Mengen der mit keimenden Sporen angefüllten Nährlösung in einen Tropfen Flemmingscher Lösung (schwächeres Gemisch) und übertrug von hier wiederum mit einer Pipette kleine Tröpfchen auf mit Eiweiß bestrichene Objektträger. Während die Flüssigkeit verdunstet, kleben die keimenden Sporen auf der koagulierenden Eiweißschicht auf und können nun direkt gefärbt werden. Die Methode ist einfach, doch muß man Sorge tragen, daß die Objekte zwar an- aber nicht austrocknen. Will man die Gefahr des Austrocknens vermeiden, so kann man mit Vorteil eine Methode anwenden, deren sich Guillermond (17) zur Präparation von Hefezellen bediente. Guillermond säte in die mit den zu untersuchenden Objekten geimpfte Flüssigkeit gleichzeitig Sporen eines Schimmelpilzes aus, an dessen verhältnismäßig derbem Mycel die feineren Hefezellen leicht hängen blieben. Fixierte und färbte man nun das Pilzmycel, was ja keine Schwierigkeiten weiter bietet, so blieben an diesem stets soviele Hefezellen hängen, als für die Beobachtung erforderlich waren.

Eine dritte Methode, die mit Vorteil verwendet wurde, ist folgende: Objektträger wurden in Petrischalen sterilisiert und mittels einer sterilisierten Pipette jeweils auf ihrer Mitte mit einem Tropfen sterilen Nähragars versehen. Nach dem Erkalten

wurden die so erhaltenen kleinen Kulturen mit den zu untersuchenden Brandsporen geimpft und in die feuchte Kammer gestellt. Zur Erzielung von Reinkulturen empfiehlt es sich, die Sporen möglichst aus der Mitte noch ungeöffneter Sporenlager in der Wirtspflanze zu entnehmen. Nach ein bis zwei Tagen ist die Keimung gewöhnlich erfolgt und der Objektträger kann mitsamt seiner kleinen Tropfenkultur in Flemmingsches Gemisch und darauffolgend in die Farblösungen getaucht werden; nur ist darauf zu achten, daß der Nähragar konzentriert genug aufgetragen wird, da man anderenfalls Gefahr läuft, beim Fixieren die ganze mit Mühe gewonnene Kultur wegschwimmen zu sehen. Diese Methode eignet sich gleich gut zur Beobachtung jüngerer wie älterer Keimungsstadien, doch darf der Agar nicht zu dick aufgetragen werden, um nicht bei der Färbung störend zu wirken. Bei Eisenhämatoxylinfärbungen indes entfärbt er sich meist kurz bevor die Mycelien differenziert sind.

Infektionen wurden hauptsächlich mit Maisbrand, aber auch mit Hafer- und Gerstenbrand vorgenommen.

Zur Erzielung derselben impft man am besten in Anlehnung an Brefeld Kölbchen steriler Nährlösungen mit Sporen der zu untersuchenden Brandpilzform. Nach wenigen Tagen sind die Sporen ausgekeimt und haben massenweise Sporidien erzeugt, die sich ihrerseits durch Sprossung schnell vermehren. Bringt man etwa drei Tage nach erfolgter Impfung einen Tropfen der infizierten Flüssigkeit unter das Mikroskop, so sieht man diesen erfüllt mit einer Unzahl Sporidien.

Die auf solche Weise gewonnene, sporidienhaltige Flüssigkeit ist besonders geeignet zur Infektion. Sie erfolgt am vorteilhaftesten an ganz jungen Keimlingen der zu impfenden Pflanzen, indem die Infektionsflüssigkeit mittels Zerstäubers in möglichst kleinen Tröpfchen auf dieselben verteilt wird, wie dies des genaueren bei Brefeld selbst beschrieben wird.

Da die Entwicklungsdauer der Brandpilze unserer Getreidearten mehrere Monate von der Infektion an beansprucht, so waren diese Formen weniger geeignet für die Beobachtung, als der Maisbrand, Ust. Maydis, der nur zwei bis drei Wochen zu seiner vollständigen Entwicklung bedarf. Um Infektionen zu erlangen, hat man es hier nicht nötig, von der Keimpflanze

des Mais auszugehen, vielmehr kann man sie jederzeit hervorrufen, wenn man nur das Sporidienmaterial in Berührung mit genügend jungen, noch widerstandsunfähigen Teilen der Pflanze bringt. Zu diesem Zwecke schüttete Brefeld in die Düten, die die jungen, noch halb zusammengerollten Blätter an der Spitze der Pflanzen bilden, die Infektionsflüssigkeit hinein, wo sie bis zum Vegetationspunkt vordrang, um dort die typischen Brandbeulen hervorzurufen. Mir glückte diese Art der Infektion nur in wenigen Fällen, da meistens die Infektionsflüssigkeit nicht bis zum Vegetationspunkt gelangen konnte, sondern sich einen seitlichen Ausweg durch die jungen Blätter hindurch suchte. Viel sicherer war der Erfolg, wenn an der Stelle, wo der Vegetationspunkt sich befindet, ein seitlicher Schnitt bis in das Herz der Pflanze geführt und einige Tropfen der Infektionsflüssigkeit auf die Wunde gebracht wurden. Dann konnte man stets nach acht bis zehn Tagen die jungen Beulen an der Spitze der herauswachsenden Blätter erscheinen sehen, um nach Verlauf von abermals einer Woche die ersten reifen Sporen zu ernten.

Das Untersuchungsmaterial wurde mit schwächerem Flemmingschem Gemisch, mit Sublimat-Eisessig nach Kaiser und mit absolutem Alkohol fixiert. Bei der großen Zartheit der Objekte gaben alle drei Methoden recht gute Resultate, Schrumpfungen traten an den Pilzzellen kaum ein, während sie in den Zellen der Wirtspflanzen nie ganz zu vermeiden waren. Um Bilder von den parasitischen Stadien der Brandpilze zu erhalten, wurden Serien von Mikrotomschnitten durch die befallenen Wirtspflanzen hergestellt.

Zur Färbung wurden Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, Hämalaun, die Flemmingsche Dreifachfärbung und Gentianaviolett nach Gram verwendet. Eine kurze Färbung mit Hämalaun ist sehr geeignet, um in befallenen Pflanzen das Pilzmycel nachzuweisen, da die Gallerthüllen der Pilzhyphen es sehr stark speichern. Zu Kernfärbungen ist es aus diesem Grunde weniger zu verwerten, ebenso wie die Flemmingsche Dreifachfärbung, da sich unter der stark tingierbaren Gallerthülle Kerne und zarte Zellwände leicht der Beobachtung entziehen. Bei den keimenden Sporen allerdings tritt diese Gallerthülle nicht störend auf. Hier konnte Harper mit der Dreifachfärbung sehr gute

Resultate erzielen. Die Gentianaviolettfärbung nach Gram ist insofern nachteilig, als sich bei ihrer Anwendung neben dem Kern stets auch andere Inhaltskörper der Zelle (Metachromatische Körper) stark färben. Es blieb somit als vorteilhaftestes Färbemittel die Heidenhainsche Eisenhämatoxylinmethode übrig, die bei sorgfältigem Differenzieren recht gute Bilder liefern kann. Als Nachfärbungen sind Lichtgrün und Eosin sehr zu empfehlen. (S. Kniep (19)).

Eigene Untersuchungen.

Ustilagō Tragopogonis.

Ustilago Tragop. kommt nicht selten auf unserem gemeinen Bocksbart, T. pratensis vor, dessen Blütenköpfchen er mit seinem schwarzen Sporenpulver vollständig erfüllt. Es ist sehr leicht, Material in jedem gewünschten Entwicklungsstadium zu erhalten, da stets alle Blüten einer brandigen Tragopogonpflanze befallen sind und der Pilz in seiner Entwicklung mit der von ihm bewohnten Blütenknospe gleichen Schritt hält.

Fig. 1. Schnitt durch junge Antheren von Tragop. pratens., zwischen den Zellen der Tapetenschicht zweikernige Hyphen von Ustilago tragop. zeigend. Vergr. ca. $^{450}/_{1}$.

Schnitte durch ganz junge Knospen lassen selbst unter dem Mikroskop von dem Pilze nicht viel entdecken. Nur in den Antheren zwischen den Pollenmutterzellen und in den jungen Fruchtknotengeweben zeigen sich interzellular vereinzelte Hyphen (Textfig. 1). Wird die Knospe ein wenig älter, so treten die Hyphen an die Oberfläche der befallenen Organe und erzeugen dort ein dichtes Gewebe äußerst zarter, kleiner Zellen, die schließlich alle Zwischenräume zwischen den Teilen einer Einzel-

blüte ausfüllen, während das Gewebe der Wirtspflanze selbst von Hyphen fast frei bleibt (Textfig. 2). Die Pilzfäden sind in eine starke Gallertschicht eingebettet, die die einzelnen Hyphen miteinander verbindet und offenbar deren Ernährung auf osmotischem Wege ermöglicht. Schreitet der Pilz zur Sporenbildung, so zerfallen die an sich schon sehr zarten kleinen Hyphen in noch kleinere Teilstücke von zunächst eckigem, unregelmäßigem Umriß, und diese sind es, die sich durch Abrundung und Auswachsen schließlich zu den Sporen heranbilden (Taf. VIII, Fig. 1, 2).

An gefärbten Präparaten ließen sich Dangeards Ergebnisse vollauf bestätigen. Die jungen Sporen sind zunächst zweikernig; während sie an Größe zunehmen, nähern sich die Kerne einander und verschmelzen, noch bevor die Spore ihre volle Größe erreicht hat. Da die Zellen sehr klein sind und die Kerne nur als schwarze Punkte mit hellem Hof erscheinen, so sind an dem Verschmelzungsvorgang keine Einzelheiten mehr wahrzunehmen (Taf. VIII, Fig. 1); nur wenn, was mitunter vorkommt, die Fusion erst in älteren Sporen vor sich geht, ist sie besser zu beobachten (Taf. VIII, Fig. 2). Ebenso wie die jungen Sporen sind auch die Hyphenstücke, aus denen sie hervorgehen, zweikernig (Textfig. 2), und die Zweikernigkeit findet sich auch in den größeren Hyphenzellen wieder, die von Anfang an das Gewebe der jüngsten Blütenteile durchziehen (Textfig. 1). Andere als zweikernige Zustände kamen hier überhaupt nicht zur Beobachtung.

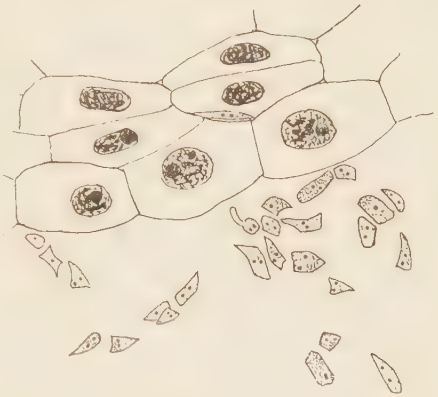

Fig. 2. Ust. tragop: Hyphen vor der Sporenbildung. Vergr. $^{600}/_{1}$.

Ebenso ergaben die Keimungen der Sporen dieselben Resultate wie die von Dangeard und Harper beschriebenen. Die Sporen erzeugten ein drei- bis vierzelliges Promycel; jede Zelle enthielt einen Kern und schnürte an der Spitze mehrmals

hintereinander einkernige Sporidien ab, die sich ihrerseits durch Sprossung vermehrten, aber stets einkernig blieben. Die Art und Weise der Bildung der Promycelien und Abschnürung der Sporidien stimmte mit Harpers Beobachtungen überein, so daß hier nicht weiter darauf eingegangen zu werden braucht. Bedauerlicherweise verloren die Sporen sehr bald ihre Keimfähigkeit, so daß Versuche über Sporidienfusion nicht mehr angestellt werden konnten. Aus demselben Grunde mußten auch Infektionsversuche unterbleiben, und das ist besonders bedauerlich, weil bei deren Gelingen vielleicht festzustellen gewesen wäre, wie die Zweikernigkeit der in Tragopogonknospen verbreiteten Pilzhyphen zustande kommt.

Ustilago Maydis.

a) Keimung. Die keimenden Sporen bildeten kurze Promycelschläuche, die in einkernige Zellen zerfielen und einkernige Sporidien erzeugten, ganz so, wie dies schon in allen Einzelheiten von den früheren Beobachtern festgestellt wurde. Am eingehendsten sind die Untersuchungen Harpers über die Keimung dieser Form und es braucht hier wohl den in seiner Arbeit dargelegten Beobachtungen nichts weiter hinzugefügt zu werden. Die Sporidien vermehren sich massenweise durch Sprossung, aber sie kopulieren weder [siehe darüber auch Brefeld (5)], noch bilden sie richtige Mycelien. Ihre einzige Vegetationsform, selbst in festen Nährböden, ist vielmehr die Bildung von Sporidien, die häufig bäumchen- und

Fig. 3. Ust. Maydis: Keimende Spore mit Sporidien. Vergr. $^{600}/_{1}$.

kettenförmig aneinander hängen bleiben (Textfig. 3). Diese Sporidien waren stets und ständig einkernig. Wurden mit ihnen Maispflanzen infiziert, so trieben die Sporidien Schläuche, die in das Gewebe der Wirtspflanzen eindrangen und dort in Form von Hyphen mit einkernigen Zellen fortwuchsen (Textfig. 4). Die Hyphen waren fast immer interzellular, wie die von Ust. Carbo, und entwickelten keinerlei Haustorien. Dafür legten sie sich stets dicht an die Zellwände des Maisgewebes an und be-

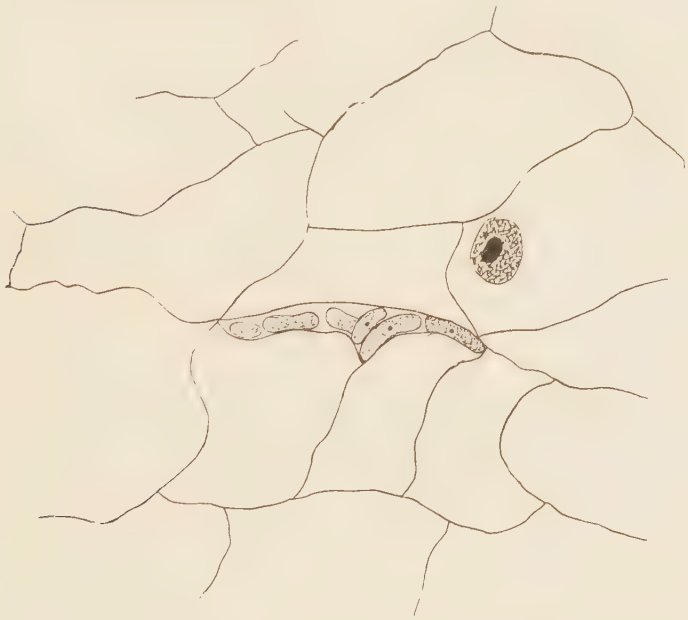

Fig. 4. Ust. Maydis: Hyphen im Gewebe der Wirtspflanze. Vergr. $^{600}/_{1}$.

zogen von diesen ihre Nahrung, offenbar auf osmotischem Wege. Die Gallertscheiden sind in diesem Zeitpunkt noch schwach ausgebildet. Lange verharren die Hyphen nicht in diesem Zustande, vielmehr geht die Zerstörung der Wirtspflanze unter Bildung der bekannten Brandbeulen recht rasch vor sich. Dabei verzweigen sie sich und zerfallen in viele einkernige Stücke, die durch das gallertige Aufquellen auch der Querwände bald voneinander getrennt werden (Textfig. 5).

Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin bleibt die Gallerthaut

stets hell und ist fast unsichtbar, färbt man dagegen mit Hämalaun oder mit Gentianaviolett, wie Lutman dies getan hat, so tingieren sich in diesem Stadium die Gallertmembranen ebenso stark wie das Plasma, und es ist dann nicht immer leicht, die Grenzen der einzelnen Hyphenzellen wahrzunehmen. So mag es gekommen sein, daß Lutman die Hyphenzellen von Ust. Maydis für mehrkernig erklären konnte.

Durch die Verzweigung und häufige Teilung der Hyphenzellen kommen innerhalb des Gewebes der Wirtspflanze voll-

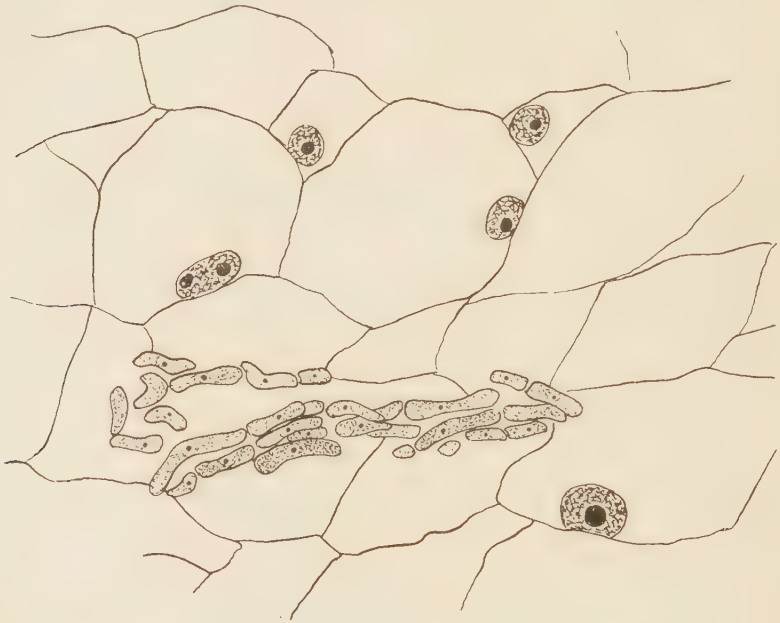

Fig. 5. Ust. Maydis: Hyphen im Gewebe der Wirtspflanze. Vergr. $^{600}/_{1}$.

ständige Nester von Pilzhyphen zustande, deren Entwicklung an Textfig. 5 und 6 veranschaulicht ist. Eine unreife ältere Brandbeule, die im Innern noch weiß ist, enthält meist nur ein einziges großes Nest solcher Pilzhyphen, das indessen oft einer Vereinigung zahlreicher kleinerer Nester seine Entstehung verdankt. Nur am Rande gewahrt man noch Zellen der Maispflanze, mitunter durchzieht eine Leiste zerdrückter Maiszellen das Nest an der Stelle, wo sich zwei wachsende Nester mit-

einander vereinigt haben. Die Lumina der einzelnen Hyphenzellen sind weit voneinander getrennt, die Zwischenräume von Gallerte vollständig ausgefüllt, nicht anders, als wir dies bei Ust. trag. gesehen haben. Ist das Nest genügend herangewachsen, so tritt die Sporenbildung ein, ein Vorgang, der makroskopisch leicht an dem Schwarzwerden der ganzen Beule zu erkennen ist. Die einzelnen Hyphen zerfallen in Teilstücke, ohne daß indeß der Zerfallprozeß so ausgeprägte Gestalt annähme, wie wir dies später bei Ust. Carbo sehen werden. Zugleich nimmt die Gallerthülle an Dicke bedeutend zu und verliert an Tingierbarkeit, so daß sie sich in diesem Zustande selbst mit Gentianaviolett oder Hämalaun nur noch schwach färbt.

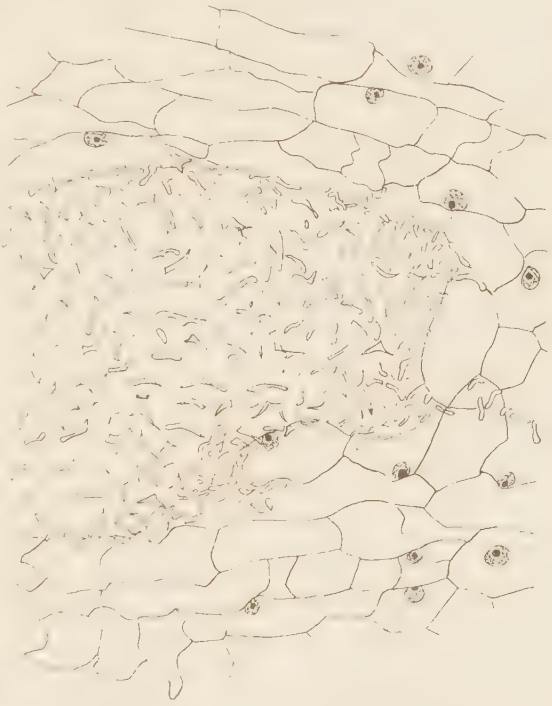

Fig. 6. Schnitt durch eine Brandbeule des Mais: Ein Nest mit Hyphen von Ustil. Maydis zeigend. Vergr. ca. $^{300}/_{1}$.

Die einzelnen Teilstücke nun runden sich ab, nehmen an Größe zu und umgeben sich mit der äußeren Sporenhaut.

Im Innern der Zellen ist indes eine wichtige Veränderung eingetreten: Wie Taf. VIII, Fig 3 darstellt, enthalten die Hyphenzellen selbst älterer Nester je einen einzigen Zellkern. Die jungen Sporenzellen aber, aus denen die reifen Sporen hervorgehen, sind deutlich zweikernig, wie dies Taf. VIII, Fig. 19 zu erkennen gibt: es muß demnach zwischen diesen beiden Stadien der Vorgang eingetreten sein, der die Zweikernigkeit der jungen Sporen-

zellen vermittelt. Untersuchen wir also, was mit den einkernigen Hyphenzellen im Verlauf der Sporenbildung geschieht. Wie Taf. VIII, Fig. 3 darstellt, zeigen die einkernigen Zellen häufig recht zierliche ausgezackte Formen und sind allseitig voneinander durch Gallertmassen getrennt. In dem Stadium der Nesterentwicklung nun, das etwa Textfig. 6 repräsentiert, sieht man häufig, wie zwei Hyphenzellen Ende an Ende dicht aneinander liegen (Taf. VIII, Fig. 4—6). Die benachbarten Enden schwellen an (Fig. 7), während die trennende Zellwand dünner wird (Fig. 8,9). Bilder, wie die zuletzt beschriebenen, sind sehr oft anzutreffen; in vielen Fällen ist die Zellwand so dünn, daß sie kaum noch zu beobachten ist. Schließlich verschwindet die Zellwand vollständig, die Kerne rücken beide in die Mitte des kopulierenden Zellgebildes, das hier an Größe zunimmt, während die beiden Schenkel der Figur dünner und inhaltsärmer werden. Auf diese Weise entsteht aus zwei einkernigen eine zweikernige Zelle von der Gestalt, wie Fig. 10—12 sie abbilden. Daß ihre Form nicht immer so regelmäßig sein muß, geht aus Fig. 11 und 15 hervor. Diese Gebilde sind in bestimmten Entwicklungsstadien der Nester vor der Sporenbildung häufig vorhanden. Sie runden sich ab, zerlegen sich auch wohl in einige Teilstücke und wachsen zu Sporen heran. Mitunter wurde auch beobachtet, daß sie zu größeren Gebilden auswachsen, wobei das Kernpaar eine Teilung vornimmt, so daß Bilder wie Fig. 13 und 14 entstehen. Auf Fig. 13 sind noch die beiden Schenkel der ursprünglich kopulierenden Zellen erhalten. Auch aus diesen Stücken gehen durch Zerlegung zweikernige Zellen hervor, (Fig. 19), die sich abrunden und zu Sporen werden. Die beiden Kerne legen sich eng aneinander an (Fig. 20). Bei der Kleinheit der Kerne konnte hier der Verschmelzungsvorgang selbst nicht genau verfolgt werden. Er geht meist recht früh vor sich, während die jungen Sporenzellen noch klein sind, die größeren Sporenzellen sind fast alle schon einkernig. (Fig. 19.)

In den Sporenlagern finden sich außer den Sporen neben zweikernigen Hyphen stets auch solche, die einkernig geblieben sind, da zwar die meisten, aber nicht alle Zellen, durch Kopulation zweikernig werden. Diese Zellen nehmen jedoch an der Sporenbildung nicht teil, ihre Überreste sind vielmehr auch in

ganz reifen Sporenlagern noch anzutreffen. Mit der Bildung reifer, einkerniger Sporen, wie Fig. 21 sie darstellt, ist der Lebenslauf des Maisbrandes abgeschlossen.

Ustilago Carbo.

Zur Ergänzung und zum Verständnis der beim Maisbrand gewonnenen Ergebnisse trugen die gleichzeitig bei Ust. Carbo erhaltenen Bilder nicht unwesentlich bei. Auch hier behalten die Sporen ihre Keimfähigkeit lange Zeit und sind stets in Wasser, sowie verdünnten Nährlösungen (s. S. 11) leicht zur Auskeimung zu bringen. Sie können nun anfangs gleich den Sporen von Ustilago Tragopogonis an ihren Promycelien Sporidien bilden und sich genau in der für diese beschriebenen Weise verhalten, nur mit dem Unterschiede, daß selbst in den günstigsten Ernährungsbedingungen eine starke Tendenz zu Kopulationen vorhanden ist. Häufiger aber als die Bildung von Sporidien ist die Erzeugung verzweigter Mycelien, die nicht nur auf festen Nährböden, sondern auch in Flüssigkeiten gebildet werden, wobei die Abschnürung von Sporidien ganz unterbleibt. Hierfür treten in reichem Maße Kopulationen zwischen den Zellen der Mycelien auf, meist zwischen Nachbarzellen, wobei sie dann die als Schnallenbildung schon seit Tulasne bekannte Erscheinung erzeugen (Textfig. 7—11). Die Kopulationen treten so allgemein auf, daß es in geeigneten Präparaten schwer fällt, auch nur eine Zelle unkopuliert zu finden. Sie sind, wie schon Brefeld ausführt, nicht auf Nachbarzellen beschränkt, es können längere Schläuche auftreten, die entfernter liegende Zellen untereinander verbinden, Zellen, die häufig verschiedenen Promycelien angehören (Textfig. 13). Besonders häufig ist der Fall, daß Sporen, die Promycelien tragen, neben dem zuerst gebildeten Promycelschlauch einen zweiten Schlauch erzeugen, der neben den Zellen entlang wächst und sich mit einer von diesen, meist der Zelle an der Spitze, vereinigt (Textfig. 12). Dieses Verhalten ist auch von Brefeld schon beschrieben worden und Dangeard gibt in seiner Reprod. sexuelle des Axomycètes (12) S. 283 treffende Abbildungen davon. Verständlich wird es, wenn man berücksichtigt, daß bei der Bildung des Promycels der Sporenzellkern sich zunächst einmal teilt und

nur der eine Tochterkern in den Promycelschlauch einwandert, während der andere in der Spore zurückbleibt. So ist es der Spore möglich, mehrere Promycelien nacheinander resp. zugleich

Fig. 6—12, 15. Ust. Carbo: Keimende Sporen mit kopulierenden Promycelzellen.
Fig. 13, 14, 16. Ust. Carbo: Kopulierende Sporidien. Vergr. $^{1000}/_{1}$.

nebeneinander zu bilden, oder wenigstens die eben erwähnten Kopulationsschläuche zu erzeugen.

Wo Sporidien gebildet worden sind, sieht man diese nicht

nur miteinander (Textfig. 14, 15), sondern auch mit Promycelzellen kopulieren; nie aber wurden mehr als zwei Zellen in Kopulation miteinander beobachtet.

Diese Kopulation ist nun keine vegetative Erscheinung, es findet vielmehr stets der Übergang des Kerns aus einer der kopulierenden Zellen in die andere statt. Hier verschmelzen die beiden Kerne nicht, sondern sie bleiben stets voneinander getrennt und sind deutlich zu unterscheiden. Besonders deutlich kann man den ganzen Vorgang der Kopulation verfolgen, wenn zwei Nachbarzellen unter Schnallenbildung miteinander verschmelzen. Beide Zellen erzeugen zunächst an der sie trennenden Querwand je einen Fortsatz (Textfig. 7). Die Fortsätze liegen meist dicht aneinander angepresst, doch kommt es auch vor, daß sie sich nur mit der Spitze berühren. Hier wird die Zellwand aufgelöst und die beiden Plasmakörper treten in Berührung miteinander. Nun beginnt der eine Kern sich der Schnalle zu nähern; er beschreitet die schmale Brücke (Textfig. 8, 9) und tritt in die Nachbarzelle ein, nicht ohne daß der Kern derselben auch seinerseits sich der Schnalle genähert hätte. Ist der Übergang des Kernes erfolgt, so wandert der Inhalt der nunmehr kernlosen Zelle in die zweikernige hinüber, wie dies schon von Federley und Lutman für Sporidien-

Fig. 17. Ust. Carbo: Mycel mit 2 kernigen Zellen. Vergr. $^{600}/_{1}$.

fusionen angegeben ist, und nur die Gallerthülle, die die Zellen umgab, bleibt zurück und zeigt häufig noch die Stelle an, wo die Schnalle gelegen hatte (Textfig. 16, 17). Da stets fast alle Zellen kopulieren, so sind schließlich nur zweikernige Zellen vorhanden. Diese nehmen bedeutend an Größe zu und erzeugen Mycelien mit zweikernigen Zellen, die auf Agarkulturen eine ansehnliche Größe erreichen, niemals aber zur Sporenbildung veranlaßt werden konnten. Mycelzellen mit mehr als zwei Kernen, wie Lutman sie sah, habe ich nie gefunden.

Fig. 18. Durch die Epidermis junger Blütenteile des Hafers eindringende Hyphen von Ust. Carbo. Vergr. ca. $^{450}/_{1}$.

Fig. 19. Schnitt durch einen von Ust. Carbo befallenen Blütenteil des Hafers. Vergr. ca. $^{450}/_{1}$.

Die Sporenbildung wurde an im Freien gesammelten, besonders günstigem Material studiert. Junge, vom Brand nur teilweise befallene Blüten, wie man sie häufig an infiziertem Hafer findet, zeigten von außen durch die Epidermis eindringende Hyphen (Textfig. 18), die in den befallenen Blütenteilen etwa folgende Entwicklung nahmen.

Nachdem der Brandpilz in den Fruchtknoten des Hafers gelangt ist, durchziehen seine Mycelfäden die Interzellularräume des Wirtes, ohne die Zellen selbst anzugreifen. Diese Hyphenzellen sind verhältnismäßig groß und zeigen deutlich zwei Zellkerne (Textfig. 19). Nach einiger Zeit fangen sie an, sich zu verzweigen, in kleinere Hyphen zu zerfallen und so mitten zwischen den Zellen der Wirtspflanze ein Nest von Hyphenzellen anzulegen (Textfig. 20). Die Hyphenzellen, umgeben von stets

dicker werdenden Gallerthüllen, drängen die sie einschließenden Zellen der Wirtspflanze auseinander, zerdrücken sie auch wohl, und nehmen so immer mehr Raum im Fruchtknotengewebe für sich in Anspruch. Zugleich zerfallen sie in immer kleinere Stücke von unregelmäßigem Umriß, ganz wie wir dies bei Ust. Tragopog. gesehen haben. Aus den so durch Zerfall entstandenen kleinsten unregelmäßig eckigen Zellen gehen, genau wie dort durch Abrundung und bedeutende Vergrößerung die Sporen hervor, nur mit dem Unterschiede, daß die jüngsten Sporenzellen noch viel kleiner sind. Auch die Kerne zeigten dasselbe Verhalten, wie wir dies bei U. trag. gesehen haben. Die Hyphen, von Anfang an zweikernig, zerlegten sich stets nur in zweikernige Stücke, von denen die kleinsten so klein waren, daß ihre Zweikernigkeit nur mit großer Mühe festgestellt werden konnte (Taf. VIII, Fig. 22, 23, 24). Die Verschmelzung der beiden Sporenkerne war nicht mehr mit Sicherheit zu beobachten, nur die Tatsache, daß die jungen Sporen zwei Kerne, die reifen einen enthalten (Taf. VIII, Fig. 25, 26).

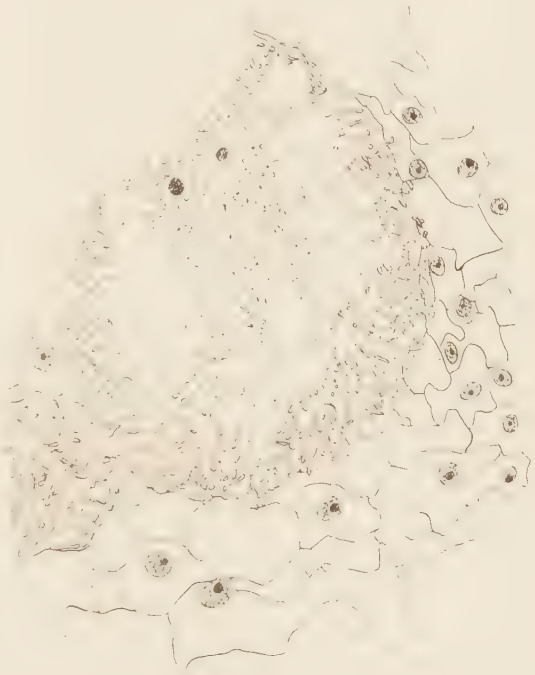

Fig. 20. Ust. Carbo: Nest von Pilzhyphen in vom Haferbrand befallenen Blütenteilen des Hafers. Vergr. $^{300}/_{1}$.

Wir haben bei Ust. Carbo es also mit einer Brandpilzform zu tun, die den größten Teil ihrer Entwicklung im zweikernigen Stadium zurücklegt. Einkernig ist eigentlich nur die

reife Spore und die ersten Teilungen, die bei ihrer Keimung erfolgen. Werden Sporidien gebildet, so dauert der einkernige Zustand ein wenig länger an, doch werden stets durch Kopulation früher oder später Mycelien mit zweikernigen Zellen erzeugt.

Es ist auch wohl anzunehmen, daß die Infektion in der Natur, d. h. auf Getreidefeldern, ähnlich erfolgt wie unter den in der Kultur gegebenen, natürlich nicht ganz normalen Bedingungen, wo in Wasser oder verdünnter Nährlösung die Schnallenbildung stets auftritt. Es ist wahrscheinlich, wenn auch nicht ganz sicher, daß auch im normalen Entwicklungsverlauf die Infektion nur mittels zweikerniger Zellen erfolgt, wenigstens wurde der Haferbrand in der befallenen Pflanze nur im zweikernigen Zustande gefunden.

Vergleichen wir die Entwicklung des Haferbrandes mit der des Maisbrandes, so finden wir den Hauptunterschied darin, daß beim Haferbrand die Generation mit zweikernigen Zellen bei weitem über die einkernige überwiegt, während beim Maisbrande das Umgekehrte der Fall ist. Im ersten Falle finden Zellfusionen, die zur Bildung der zweikernigen Zellen führen, kurz nach der Keimung statt, im saprophytischen Zustand, noch bevor die Wirtspflanze, in der die eigentliche Entwicklung des Pilzes vor sich geht, befallen worden ist. Die Zellen des Maisbrandes dagegen werden erst im parasitischen Zustande, im Innern der befallenen Pflanze zweikernig, nachdem die Hauptentwicklung, das Hauptwachstum des Pilzes bereits beendigt, und nur noch die Sporenbildung selber zu erledigen ist. Ob der Haferbrand nur im zweikernigen Zustande es vermag, die Haferpflanzen zu infizieren, ist allerdings fraglich. Da er einkernige Sporidien erzeugen kann, bleibt die Möglichkeit bestehen, daß diese, ohne vorher fusioniert zu haben, eine Infektion erzeugen könnten, wobei dann die Zellfusion auch sich erst im Innern der befallenen Pflanze abspielen würde. Doch selbst, wenn hier kleine Schwankungen möglich sind, seine Hauptentwicklung würde der Haferbrand jedenfalls im zweikernigen Stadium durchlaufen.

Daß die beim Maisbrand beschriebenen Zellfusionen und die Kopulationen, die beim Hafer- und Gerstenbrand beobachtet

werden, verwandte Vorgänge sind, ist recht wahrscheinlich. Der Unterschied zwischen beiden besteht hauptsächlich darin, daß in einem Falle (Maisbrand) eine ganze trennende Querwand, im andern nur ein Teil des Fortsatzes derselben aufgelöst wurde. Indes wurde auch beim Maisbrand mitunter der Fall beobachtet, daß nicht die ganze Querwand verschwand, sondern nur an der Spitze derselben ein Loch gebildet wurde, durch das der Kern der einen Zelle in die Nachbarzelle hinüberwanderte (Taf. VIII, Fig. 16, 17, 18). Liegt die Übertrittsstelle zugleich an der breitesten Stelle des Zellgebildes, so ist in diesem Falle der Charakter der Schnallenbildung vollständig gewahrt.

Diskussion der Ergebnisse.

Die Ustilagineen haben also, wie wir sahen, bei der Keimung einkernige Zellen und behalten diesen Zustand verschieden lange bei. Je nach der Art des Brandpilzes kann der Zustand, in dem die einkernigen Zellen den Zellen mit Paarkernen Platz machen, entweder kurz nach der Keimung, ja sozusagen bei dieser selbst, eintreten, oder er kann mehr oder weniger weit hinausgeschoben werden. Dieses regelmäßige Abwechseln von Zuständen mit ein- und mit zweikernigen Zellen sollte nicht mit dem Namen eines Generationswechsels belegt werden, da man hierbei leicht an eine Generation mit n und 2 n Chromosomen denken könnte. In der Tat enthalten die keimenden Zellen offenbar nur je einen Kern mit n Chromosomen, und die Paarkernzellen mit zwei Kernen mit je n Chromosomen würden demnach der 2 n Chromosomengeneration entsprechen, aber die Sporen, die wiederum einen Kern enthalten, würden auch, da dieser durch Verschmelzung aus zwei n Chromosomenkernen entstanden ist, der 2 n Chromosomengeneration zuzurechnen sein. Diese würde in die n Chromosomengeneration erst bei der Reduktionsteilung übergehen, und wann diese erfolgt, war bei der Kleinheit der Objekte nicht festzustellen, wenigstens fehlen darüber seitens der Autoren jegliche sichere Beobachtungen.

Dafür, daß die Reduktion während der ersten Teilungen bei der Sporenkeimung erfolgt, sprechen allerdings gewisse An-

gaben von Harper (20) und Dangeard (10), die schon beobachteten, daß die ersten beiden Teilungen im Promycel hintereinander erfolgen, bevor die Querwände gebildet werden. Indes scheint diese Angabe, die häufig zutrifft, keine allgemeine Gültigkeit zu haben. Jedenfalls wären in diesem Punkte weitere Untersuchungen wünschenswert. In den Fällen, wo die Sporidienbildung vollständig unterbleibt, wie es häufig bei Ust. carbo der Fall ist, sind die Teilungen, die bei der Keimung erfolgen, die einzigen, die im einkernigen Zustand beobachtet wurden; doch können in der Spore erfolgende Teilungen, die der Keimung vielleicht vorangehen, noch übersehen sein, so daß wir möglicherweise mit Verhältnissen zu rechnen hätten, die den Teilungen, die nach Tröndle (36) in den Zygoten von Spirogyra erfolgen, entsprächen. Wenigstens läge die Möglichkeit hierfür bei Formen vor, deren Sporen nicht gleich nach der Reife auskeimen, sondern an eine Ruhezeit gebunden sind, was von Brefeld (5) für mehrere Formen angegeben wird (Till, controversa, decipiens). Ust. Maydis, Ust. Carbo und Ust. Hordei keimen jedenfalls sofort nach der Reifung.

Zur Untersuchung dieser ganzen Frage wäre es vorteilhaft, Formen zu finden, deren Zellen und Kerne größer sind als die bisher untersuchten. Von Ustilagineen wäre vielleicht hierzu Ust. Tragop. am geeignetsten, doch ist es gerade hier nicht immer leicht, die Sporen zur Keimung zu bringen (Federleys und meine eigenen Beobachtungen). Besonders interessant wären in dieser Hinsicht an Tilletiinen vorzunehmende Untersuchungen[1]. Diese zeigen nach Dangeards (10) und Lutmans (24) Angaben ein ähnliches Verhalten wie die Ustilagineen, speziell Ust. Carbo. Die von Lutman untersuchten Formen besaßen Mycelien mit zweikernigen Zellen. Die Sporen wurden als Seitenzweige der Mycelhyphen angelegt und waren ebenso wie diese zunächst zweikernig. Dann trat ganz wie bei den Ustilagineen Verschmelzung der Kerne und Bildung der einkernigen reifen Spore ein. Diese keimt in analoger Weise

[1]) Mir gelang es leider nicht, in der Umgebung Freiburgs solche Formen aufzufinden, außer Urocystis anemones, und die Sporen dieser Form keimten bei der Aussaat nicht aus. Ebensowenig brachte ich mir übersandte Sporen des Weizen-Steinbrandes in Wasser oder Nährlösungen zur Keimung.

wie die Sporen der Ustilagineen, nur daß kein drei- bis vierzelliges Promycel, sondern ein einzelliger Promycelschlauch gebildet wird, der an seiner Spitze einen Kranz von Sporidien in größerer Zahl (4—12) abschnürt. Der Sporidienbildung geht eine Teilung des Promycelkernes in soviel Teilstücke voraus, als Sporidien gebildet werden. Hierbei könnte die Reduktion des Chromatins eintreten, doch ist sie nicht beobachtet. Die Sporidien kopulieren in Paaren und bilden durch Aussprossen sekundäre Sporidien, ohne daß Kernübertritte bis jetzt gesehen worden wären. Daß diese stattfinden, wird fast wahrscheinlich, wenn man eine Mitteilung Dangeards in Rechnung zieht, derzufolge in den sekundären Sporidien zwei Kerne vorhanden sind, und wenn man seine Figuren betrachtet. Nach ihm erhält oft eine Sporidie zwei Kerne, während die Nachbarsporidie kernlos bleibt. Die Kopulation soll eintreten, um es einem der Kerne der zweikernigen Sporidie zu ermöglichen, in die kernlose Zelle einzuwandern, und den Fehler wieder gut zu machen:

»On pourrait se faire une idée de l'utilité des anastomoses en raisonnant comme il suit: le canal de communication des sporidies avec le promycèle étant très étroit, il peut arriver, que certains noyaux s'engagent dans une autre sporidie que celle qui leur était destinée: certaines sporidies auraient deux noyaux, alors que les autres en seraient dépourvues; ces anastomoses permettraient de retablir l'équilibre; de fait, certaines sporidies ont certainement deux noyaux et, d'un autre côté, on peut quelque fois observer un noyau encore engagé dans le canal de communication«. (Fig. 16—17.) (S. 266.)

Sollte es nicht möglich sein, daß die in der Fusionsbrücke angetroffenen Kerne den umgekehrten Weg von der kernlosen in die nunmehr zweikernige Zelle zurücklegten, und daß sich auf diese Weise die Zweikernigkeit auch der sekundären Sporidien erklärt? Auch von Lutmans Seite liegen keine positiven Angaben über das Zustandekommen der Zweikernigkeit der die Wirtspflanze durchziehenden Hyphen vor. Auf jeden Fall scheint das Verhalten der Ustilagineen und Tilletiinen in den meisten Punkten analog zu sein.

Was wir über den Generationswechsel der ganzen Gruppe der Brandpilze wissen, stimmt sonach recht gut überein mit

unseren Kenntnissen über die übrigen höheren Pilzgruppen, die der Uredineen, Ascomyceten und Basidiomyceten. Am größten ist auch in biologischer Hinsicht die Übereinstimmung mit den Uredineen, wenngleich letztere eine bedeutend kompliziertere Entwicklungsgeschichte aufweisen. Auch hier sind zwei Generationen vorhanden, eine mit einkernigen Zellen, die von der Keimung der Teleutospore — hier findet wahrscheinlich die Reduktion der Chromatinsubstanzen statt — bis zur Bildung der Aecidiosporen reicht. Von da ab sind die Zellen zweikernig, bis die Paarkerne in der Teleutospore miteinander verschmelzen. Der Fusionskern ist bis zur Reduktion bivalent; sonach muß die reife Teleutospore noch zur Generation der Paarkerne, 2n-Chromosomengeneration gerechnet werden. Diese beginnt mit der Fusion zweier benachbarter Zellen in den jungen Aecidien und dem Übertritt des Kernes der einen fusionierenden Zelle in die andere, die Aecidiosporen bildende Zelle; ein Vorgang, der in mehreren Modifikationen vorliegt, die von einigen Autoren (3, 4, 24) als verschiedene Stufen der Rückbildung eines Sexualaktes angesehen werden, bei dem die in den Spermogonien entwickelten Spermatien ursprünglich als männliche Gameten funktioniert haben sollen. Wie weit diese Annahme der Wirklichkeit entspricht, steht noch dahin. Von Interesse ist jedenfalls der Umstand, daß bei den verschiedenen Arten die fusionierenden Zellen einen histologisch verschiedenen Zweck haben können. Bald sind es zwei benachbarte Teleutosporenmutterzellen, von Lotsy als Oogonien gedeutet, bald eine solche und eine vegetative, bald zwei vegetative Zellen, die miteinander verschmelzen; jedenfalls scheint ihre Verschmelzung als Ersatz für eine verloren gegangene ursprüngliche Befruchtung zu dienen. Es ist wahrscheinlich, daß wir die Kopulationen der Brandpilze ähnlich beurteilen müssen. Uns darüber genauere Vorstellungen bilden zu wollen, wäre verfrüht, besonders, da wir hier keinerlei Einrichtungen kennen, die wir als Reste einer im Laufe der Zeit verlorenen anderen Form der Sexualität ansprechen könnten, wie die als Spermatien und Trichogynen gedeuteten Zellen der Rostpilze. Von weiteren Untersuchungen hängt es ab, hierüber Klarheit zu schaffen und so eine festere Basis zu gewinnen, auch zur Beurteilung der systematischen Stellung dieser Pilzgruppe.

Die Frage, ob der eigentliche Sexualakt in der stattfindenden Zellfusion mit nachfolgendem Kernübertritt oder in der viel später erfolgenden Verschmelzung der beiden Sexualkerne zu erblicken ist, ist für andere Pilzgruppen schon mehrfach erörtert worden. Es ist ja, wie sich neuerdings immer mehr herausstellt, eine bei den Pilzen ganz allgemein verbreitete Erscheinung, daß die beiden Sexualkerne als Paarkerne eine längere Entwicklung durchmachen und sich vielfach konjugiert teilen können, bevor sie endlich miteinander verschmelzen. So ist die Existenz solcher Paarkerne schon länger bekannt für die Uredineen (Sappin-Trouffy (32), Blackman (3, 4) und Ascomyceten, obwohl hier erst eine neu erschienene Arbeit Clausens (7) vollständige Klarheit geschaffen hat. [Siehe auch Schikorra (33)]. Daß die Paarkerne in den Hüten der Basidiomyceten eine ähnliche Rolle spielen, ist wahrscheinlich; allerdings wissen wir bisher nicht, woher sie stammen [Miss Nichols (27), Kniep (21)].

Dangeard (11) sieht nun in allen diesen Fällen den eigentlichen sexuellen Vorgang in der Kernverschmelzung, der Karyogamie; und dies hauptsächlich deshalb, weil die Fortpflanzung gewöhnlich unmittelbar nach der Kernverschmelzung erfolgt. Die Berechtigung zu dieser Auffassung ist fraglich, und man könnte mit demselben Rechte mit Davis (American Naturaliste 1905) den Namen eines Sexualaktes für den Vorgang des Kernübertrittes beanspruchen, wo es sich zugleich um eine Vereinigung typischer Sexualzellen handelt, wie z. B. bei den Ascomyceten: Boudiera und Pyronema (Clausen (6, 7).

Am wenigsten fehl dürften wir gehen, wenn wir [Kniep (3)] den Geschlechtsakt der Pilze als in zwei Teilvorgänge zerlegt auffassen, deren erster, der Kernübertritt, vom zweiten, der Kernfusion, durch das Stadium der Paarkerne mehr oder weniger weit getrennt sein kann.

Die Existenz eines Paarkernstadiums ist bei den höheren Pilzen so allgemein verbreitet, daß sie hier fast zu einer charakteristischen Erscheinung wird, die in dieser Form weder bei anderen Pflanzen noch bei Tieren sonst bekannt ist. Beiden indeß bei Tieren und höheren Pflanzen die väterlichen und mütterlichen Chromosomen nach der Befruchtung im Verschmelzungskern und den aus ihm hervorgehenden Kernen ge-

trennt, wie dies z. B. für die ganze Lebensdauer von Cyclops bis zur Eibildung nachgewiesen ist (Haecker (18)), so hätten wir es hier mit einer wesentlich ähnlichen Erscheinung zu tun, nur daß dann die väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile von einer Kernhaut und nicht von zweien, wie bei den Pilzen, umschlossen würden (Maire (26)). Auch für Pflanzen wird das Getrenntbleiben der väterlichen und mütterlichen Chromatinelemente vielfach aus theoretischen Gründen gefordert; beobachtet wurde es nur von Miß Ferguson während der ersten Teilung des befruchteten Eikernes bei Pinus. Im Falle der Richtigkeit dieser Anschauungen würde die Vereinigung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen erst bei der Synapsis eintreten. Bei den Pilzen wäre dieser Fall sicher realisiert, da die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Chromatinteile durch das Getrenntbleiben der Sexualkerne ja garantiert ist. Eine Synapsis kann natürlich nur erfolgen, wenn die beiden Kerne vereinigt sind; nach den bisherigen Beobachtungen scheint sie immer der ersten Teilung des Fusionskernes vorauszugehen. (Uredineen, Ascomyceten, Harper (20), Basidiomyceten Fries (16), Kniep (21), Maire (26).) Die Vereinigung der Paarkerne im Fusionskern wäre somit nur eine Vorbereitung für die erst in der Synapsis erfolgende Vereinigung der väterlichen und mütterlichen Chromatinbestandteile, ein Übergangsstadium, das den Eintritt der Synapsis vermitteln würde, bei der dann erst in der Verschmelzung der väterlichen und mütterlichen Chromatinbestandteile der letzte Akt der sexuellen Zellkernvereinigung stattfände. Sollten die Anschauungen über das Getrenntbleiben der väterlichen und mütterlichen Chromosomen resp. Chromatinelemente bis zur Synapsis bei den Tieren und höheren Pflanzen sich bestätigen, so wäre auch hier eine theoretische Zerlegung des Befruchtungsvorganges in zwei Teilvorgänge zu fordern, von denen der erste die väterlichen und mütterlichen Chromatinelemente in einer Zelle vereinigt, sei es in Form eines oder zweier Kerne, während der zweite in der Verschmelznng der väterlichen und mütterlichen Chromatinelemente bestehen würde. Im Verhalten der Pilze einerseits und der höheren Pflanzen und Tiere andererseits wäre ein prinzipieller Gegensatz in dieser Hinsicht dann nicht gegeben.

Zusammenfassung.

1. Die von Dangeard und Lutman mitgeteilten Beobachtungen, nach denen bei der Sporenbildung der Brandpilze eine Verschmelzung zweier Paarkerne auftritt, werden bestätigt.

2. Die bei der Keimung von Ust. Carbo auftretenden Schnallenbildungen und Sporidienkopulationen sind mit Kernübertritten verbunden, die zur Bildung zweikerniger Mycelien führen.

3. Die in die Haferpflanze eindringenden und dieselbe durchziehenden Hyphenzellen von Ust. Carbo sind stets zweikernig und erzeugen die zweikernigen jungen Sporenanlagen, aus denen durch Fusion der Paarkerne einkernige Sporen hervorgehen.

4. Beim Maisbrande, Ust. Maydis, wurden während der Keimung keine Schnallenbildungen und Kopulationen beobachtet, vielmehr wurden nur einkernige Sporidien gebildet.

5. Die den Mais infizierenden Maisbrandzellen sind zunächst einkernig.

6. Sie werden kurz vor der Sporenbildung durch Auflösung einer Querwand zwischen zwei Nachbarzellen zweikernig und erzeugen so die jungen, zweikernigen Sporenzellen.

7. Aus diesen gehen durch Verschmelzung der Paarkerne die einkernigen Sporen hervor.

Die hier veröffentlichte Untersuchung wurde im botanischen Institut der Universität Freiburg i. Br. auf Anregung und unter Leitung von Herrn Prof. Dr. Oltmanns unternommen und soll in den, in der Arbeit angegebenen Richtungslinien weiter fortgeführt werden. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. Oltmanns, sowie Herrn Prof. Dr. Kniep und Herrn Dr. Tröndle für ihre freundliche Hilfe, die sie mir mit Rat und Tat geleistet haben, auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank auszusprechen. Ebenso sei auch hier Herrn Prof. Dr. Moebius, Herrn Prof. Dr. Lendner, Frl. Dr. Stoppel, Herrn Prof. Dr. Schellenberg, Herrn Prof. Dr. von Tuboeuf, Herrn Dr. Karl Müller und Herrn cand. rer. nat. Rabanus für die freundliche Unterstützung mit Material bestens gedankt.

Freiburg, i. Br., Botan. Inst. d. Universität, im Mai 1912.

Literatur.

1. De Bary, Untersuchungen über Brandpilze. Berlin. 1853.
2. —, Vergl. Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig. 1884.
3. Blackman, V. H., On the fertilization alternation of generations and general cytologie of the Uredineae. Ann. of bot. 1904. **18,** 323—374. 4 Taf.
4. —, and Fraser, Further studies on the sexuality of the Uredineae. Ebenda. 1906. **20,** 25—48. 2 Taf.
5. Brefeld, C., Botanische Untersuchungen über Hefepilze. Unters. a. d. Gesamtgebiete der Mykologie. Heft 5. Leipzig. 1883. Heft 11, 12. Münster. 1895.
6. Clausfen, P., Zur Kenntnis der Kernverhältnisse von Pyronema confluens. Vorläuf. Mitteil. Ber. d. d. bot. Ges. 1907. **25,** 586—590.
7. —, Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Pyronema confluens. Zeitschr. f. Bot. 1912. **4,** 1—64.
8. —, Über neuere Arbeiten zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Ber. d. d. bot. Ges. 1906. **24,** (11)—(36).
9. Cornu, Sur quelques Ustil. nouv. ou peu connues. Ann. sc. nat. Bot. 1883. 6. sér. **15,** 269—296.
10. Dangeard, P. A., Recherches sur la reprod. sex. des champignons. Le Botaniste. 1893. **3,** 240—281.
11. —, La reprod. sex. chez les Ascomycètes. Ebenda. 1896—1897. **5,** 245ff.
12. Federley, H., Die Kopulation der Konidien bei Ustil. Tragopogi pratensis. Finska vetensk. soc. Vörhandl. 1903—1904. **46.** Heft 2. S. 1—23.
13. Ferguson, M. C., The development of the egg and fertilization in Pinus Strobus. Ann. of Bot. 1901. **15,** 435ff.
14. Fisch, Entwicklungsgeschichte von Doassansia Sagittariae. Ber. d. d. bot. Ges. 1884. **2,** 405—413.
15. Fischer v. Waldheim, Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte der Ustilagineen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1869. **7,** 61—145.
16. Fries, R. E., Über das zytologische Verhalten bei der Sporenbildung von Nidularia. Zeitschr. f. Bot. 1911. **3,** 145—165.
17. Guilliermond, Recherches cytologiques sur les levûres. Paris. 1902.
18. Haecker, V., Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandteile während der Embryonalentwicklung von Cyclops. Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgesch. 1895. **46,** 579—618.
19. Harper, R. A., Nuclear phenomena in certain stages in the development of the smuts. Trans. of the Wisconsin Acad. 1899. **12,** part. II. S. 475—498.
20. —, Sexual reproduction and the organisation of the nucleus in certain Mildews. Publ. by the Carn. Inst. Washington. 1905. S. 1—104. Taf. 1—7.
21. Kniep, H., Über das Auftreten von Basidien im einkernigen Mycel von Armillaria mellea. Zeitschr. f. Bot. 1911. **3,** 529—553.
22. Kühn, Krankheiten der Kulturgewächse. Berlin. 1858.
23. Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte. 1907. **1.**
24. Lutman, B. F., Some contributions to the life history and cytologie of the smuts. Trans. of the Wisconsin Acad. 1910. **16,** part. II. S. 1191—1244.

25. Maire, R., Note sur le développement saprophytique et sur la structure cytologique des sporidies-levures chez l'Ust. Maydis. Bull. de la soc. mycol. de France. 1898. **14,** 161—173.
26. —, Recherches cytologiques et taxonomiques sur les basidiomycètes. Ebenda. 1902. **18.** [Als Beilage.]
27. Nichols, S. P., The nature and origin of the binucleated cells in some Basidiomycetes. Trans. of the Wisconsin Acad. 1905. **15,** 30—66.
28. Poirault et Raciborski, Les phénomènes de karyokinese dans les Urédinées. Compt. rend. 1895. **121,** 178—180.
29. — —, Sur les noyaux des Urédinées. Ebenda. 308—310.
30. Prévost, Mémoire sur la cause immédiate de la carie ou du charbon des blés. Montauban. 1807.
31. Sappin-Trouffy, P., La pseudofécondation chez les Urédinées et les phénomènes, qui s'y rattachent. Compt. rend. 1893. **116,** 1304—1306.
32. —, Recherches histologiques sur la famille des Urédinées. Le Botaniste. 1896—1897. **5,** 59—244.
33. Schikorra, Üb. d. Entwicklungsgesch. v. Monascus. Zeitsch. f. Bot. 1909. **1,** 379—410.
34. Schmitz, Über die Zellkerne der Thallophyten. Verhandl. d. nat.-hist. Ver. d. preuß. Rheinl. u. Westf. 1879. **36,** 345—376.
35. Schroeter, Bemerkungen und Beobachtungen über einige Ustilagineen. Cohns Beitr. z. Biol. 1877. **2,** 349—385, 435—440.
36. Tröndle, Über die Reduktionsteilung in den Zygoten bei Spirogyra. Zeitschr. f. Bot. 1911. **3,** 593—619.
37. Tulasne, L. R. et Ch., Mémoire sur les Ustilaginées comparées aux Urédinées. Ann. d. sc. nat. 1847. 3. Série. **7,** 12—127.
38. —, Second. mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées. Ann. d. sc. nat. 1854. 4. Série. **2,** 77—196.
39. Vuillemin, Paul, Les bases actuelles de la systématique en mycologie. Progr. rei botanicae. 1908. **2,** 1—170.
40. Winter, Notizen über die Familie der Ustilagineen. Flora. 1876. **59,** 145—152, 161—172.
41. Wolff, Brand des Getreides. Halle. 1874.
42. Woronin, Beitr. z. Kenntnis d. Ustil. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesellsch. 1881. **12,** 559—591.

Figurenerklärung zu Tafel VIII.

Die Figuren wurden sämtlich nach mit Eisenalaun-Hämatoxylin gefärbten Schnitten mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates gezeichnet.

(Vergr. $^{1000}/_{1}$, Homogene Ölimmersion $^{1}/_{12}$, Leitz, Okular IV.)

Ustilago tragopogonis.

Fig. 1. Junge zweikernige Sporenzellen.

Fig. 2. Reife Sporen: einkernig, z. T. mit verschmelzenden Kernen.

Ustilago Maydis.

Fig. 3. Hyphenzellen aus einem eine Brandbeule der Maispflanze erfüllenden Hyphennest: die Zellen einkernig.

Fig. 4—7. Einzelne Paare von einkernigen Hyphenzellen: die trennenden Querwände noch deutlich zu erkennen.

Fig. 8, 9. Die Querwand wird undeutlich.

Fig. 10—12. Durch Auflösung der Querwand entstandene zweikernige Zellgebilde.

Fig. 13, 14. Hyphenzellen mit zwei Kernpaaren.

Fig. 15. Zwei einkernige Nachbarzellen mit schief gestellter Querwand. (Diese ist im Begriff zu verschwinden.)

Fig. 16—18. Nachbarzellen, deren trennende Querwand nur teilweise aufgelöst wird.

Fig. 19. Ein- und zweikernige junge Sporenzellen.

Fig. 20. Junge Sporenzelle: die zwei Kerne dicht nebeneinander.

Fig. 21. Reife einkernige Sporen.

Ustilago Carbo.

Fig. 22. Zweikernige Hyphenzellen aus einer befallenen Haferähre. (Vergl. Textfig. 20.)

Fig. 23, 24. Junge zweikernige Sporenzellen.

Fig. 25. Zwei- und einkernige junge Sporenzellen.

Fig. 26. Einkernige reife Sporenzellen.

Rawitscher gez. E.Lane, Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Fürstlich priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff)
Rudolstadt.